

УДК: 597–154.31+591.5+574.24

РЕАКЦИИ МОЛОДИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РЫБ В УСЛОВИЯХ ПОСТОЯННОГО ПОВЫШЕНИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ ВОДЫ

В. К. Голованов, Д. С. Капшай

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН

На примере молоди четырех видов рыб – обыкновенного карпа, плотвы, речного окуня и головешки-ротана – проанализированы поведенческие реакции в условиях постоянного нагрева со скоростью 9 °С/ч. Рыбы были акклимированы к двум уровням температуры – 18 ± 2 °С и 28 ± 1 °С. Впервые выявлены видовые отличия в характере горизонтальных (рывки) и вертикальных (всплытия к поверхности) перемещений молоди рыб в экспериментальных условиях при повышении температуры окружающей среды. Полученные данные могут характеризовать двигательную активность рыб при аномально высоких температурах.

К л ю ч е в ы е с л о в а: рыбы, поведение, двигательная активность, поведенческие реакции, температура акклимации, термоустойчивость, нагрев воды, критический термический максимум, летальная температура.

V. K. Golovanov, D. S. Kapshaj. THE RESPONSES OF THE JUVENILES OF SOME FISH SPECIES TO A CONTINUOUS WATER TEMPERATURE RISE

The behavioral responses to continuous heating at a 9 °C/h rate were analyzed in juveniles of four fish species – common carp, roach, perch and Amur sleeper. All the fish were acclimated to two levels of temperature – 18 ± 2 °C and 28 ± 1 °C. For the first time, the differences between species in the nature of horizontal (jerks) and vertical movements (ascent to the surface) of the fingerlings were identified under experimental conditions with a rising ambient temperature. These data can characterize the locomotory activity of fish at abnormally high temperatures.

Key words: fish, behavior, locomotory activity, behavioral responses, acclimation temperature, heat tolerance, water heating, critical thermal maximum, lethal temperature.

Введение

В последнее время изучение верхней температурной границы жизнедеятельности рыб становится все более актуальным [Озернюк, 2000; Veitinger et al., 2000; Голованов, 2013а, б]. Это объясняется переменой ситуации в пресноводных водоемах Евразии и Северной Америки вследствие климатических изменений, аномально высоких значений температуры в летнее

время и увеличения количества тепловых сбросов в районах действующих и строящихся ГРЭС и АЭС. Для большого количества североамериканских и евроазиатских пресноводных видов получены количественные характеристики верхней летальной температуры рыб [Jobling, 1981; Алабастер, Ллойд, 1984; Veitinger et al., 2000; Голованов, 2013а, б]. Вместе с тем многие аспекты термоустойчивости рыб остаются малоизученными или неизвестными. В отношении

причин и механизмов гибели рыб в запредельно высокой температуре существуют разные мнения [Шмидт-Ниельсен, 1982]. При этом особенности поведения и двигательных реакций рыб в условиях постоянного нагрева от нормальной температуры обитания до аномально высокой сублетальной и летальной температуры практически не изучены.

Цель настоящей работы – определение особенностей поведения и двигательных реакций молоди некоторых видов рыб при акклимации к температуре 18 и 28 °С и постепенном нагреве воды со скоростью 9 °С/ч.

Материалы и методы

Работа выполнена в летне-осенние сезоны 2010–2013 гг. на молоди четырех видов пресноводных рыб – сазана или обыкновенного карпа *Cyprinus carpio* (L.), плотвы *Rutilus rutilus* (L.), речного окуня *Perca fluviatilis* L. и головешки-ротана *Perccottus glenii* Dybowski. Карп выращен на стационаре полевых и экспериментальных работ «Сунога» Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. Плотва и речной окунь отловлены в прибрежье Рыбинского водохранилища 30-метровой мальковой волокушей. Головешка-ротан выловлен в прудах на побережье Рыбинского водохранилища. Длина тела и масса сеголетков карпа составляла $68,3 \pm 2,0$ мм, $10,6 \pm 0,8$ г, плотвы – $64,2 \pm 3,0$ мм, $4,0 \pm 0,6$ г, речного окуня – $42,2 \pm 0,8$ мм, $1,1 \pm 0,2$ г, головешки-ротана – $67,5 \pm 1,5$ мм, $3,5 \pm 0,2$ г. Всего исследовано 192 экз. рыб (по 48 экз. каждого вида). Температура предварительной акклимации всех рыб составляла 18 ± 2 °С и 28 ± 1 °С, продолжительность периода акклимации – 10 суток при естественном фотопериоде. В течение акклимации всех рыб кормили 1–2 раза в сутки живым зоопланктоном и личинками хирономид в объеме 5–10 % от общей массы тела.

Затем группу рыб (по 6 экз. в каждой, две повторности) помещали в экспериментальный аквариум объемом 60 л, оборудованный системой нагрева и аэрации. Температуру воды в опытном аквариуме повышали со средней скоростью около 9 °С/ч до нарушения локомоторной функции рыб – переворота на бок или кверху брюшком, сублетальное значение температуры фиксировали как критический термический максимум – КТМ [Becker, Genoway, 1979]. Продолжая нагрев до момента прекращения движения жаберных крышек, фиксировали значение летальной температуры (ЛТ) по этому показателю. Все опыты проводили в условиях естественного фотопериода. Более

подробно метод определения верхней летальной температуры (ВЛТ) и схема экспериментальной установки описаны ранее [Голованов и др., 2012].

Методика анализа поведенческих реакций молоди рыб при нагреве оригинальна и разработана впервые. Она заключалась в регистрации горизонтальных и вертикальных передвижений рыб – рывков и всплытий к поверхности в условиях 60-литрового экспериментального аквариума (по 6 экз. каждого вида, две повторности). Перед началом опыта особи, помещенные в экспериментальную установку, в течение определенного промежутка времени ~1 ч. находились при постоянном значении температуры воды, которое соответствовало температуре предварительной акклимации. Это давало возможность рыбам адаптироваться к новым условиям и нивелировать влияние стресса на поведенческие и физиологические реакции. В каждом опыте при каждом уровне акклимации использовано по шесть особей. С начала нагрева производили регистрацию двигательной активности рыб: 1 – рывков (или горизонтальных перемещений); 2 – всплытий к поверхности (или вертикальных перемещений). Рывок расценивался как перемещение особи на 2–3 длины тела в горизонтальном или горизонтально-диагональном направлении. Всплытие к поверхности (в вертикальном направлении) идентифицировалось как перемещение особи к поверхности воды и обратно. Время, в течение которого проводили наблюдение за двигательной активностью рыб, составляло при акклимации к температуре 18 °С ~2 ч, при акклимации к 28 °С – ~1 ч.

Также производили регистрацию качественных реакций, служивших для описания поведения рыб, – затаивание, пребывание в течение продолжительного времени в определенной части аквариума или «отстаивание», движение кругом, мышечные спазмы, передвижение назад (т. е. вперед хвостом), вставание на рыло и другие реакции, которые позволяли более полно охарактеризовать общую картину поведения молоди рыб.

При анализе двигательных реакций рыб при нагреве весь температурный диапазон от начала нагрева и до гибели особи разделяли на интервалы величиной в 3–6 °С. Они составляли 16–19, 20–22, 23–25, 26–28, 29–35 и 34–38 °С при акклимации рыб к более низкой температуре и 27–29, 30–33 и 34–38 °С при акклимации рыб к более высокой температуре. Величина интервала в начале опыта и при температуре выше оптимального значения (судя по окончательно избираемой температуре – ОИТ) была

несколько больше. В конце опыта осуществляли подсчет элементов двигательных реакций у всех шести рыб в данном диапазоне и рассчитывали среднее количество бросков и всплываний, приходящееся на одну особь. Анализ двигательной активности в разные интервалы температуры при постоянном нагреве позволял более детально оценивать интенсивность изменения поведенческих реакций молоди рыб, а также уточнять, при каком уровне термального воздействия начинают проявляться те или иные различия в перемещении рыб по аквариуму [Капшай, Голованов, 2011].

Данные обработаны статистически с помощью пакета прикладных программ Statgraphics Plus 5.1 и Excel 2003. Результаты представлены в виде средних и их ошибок ($M \pm m$). При парном сравнении результатов достоверность различий между ними оценивали по критерию Стьюдента (t) при уровне значимости $p < 0,05$ [Sokal et al., 1995].

Результаты и обсуждение

Экспериментальные данные по определению значений КТМ и ЛТ у молоди четырех видов рыб представлены в таблице. Наибольшее значение КТМ ($35,6 \text{ }^{\circ}\text{C}$) при температуре акклимации $20 \text{ }^{\circ}\text{C}$, как и ожидалось, показали особи карпа. Несколько ниже уровень КТМ у другого теплолюбивого вида – головешки-ротана ($34,8 \text{ }^{\circ}\text{C}$). У плотвы и окуня значения КТМ оказались равными и составили $32 \text{ }^{\circ}\text{C}$. При акклимации к более высокой температуре ($28 \text{ }^{\circ}\text{C}$) наибольший уровень КТМ отмечен у сеголетков карпа ($39,7 \text{ }^{\circ}\text{C}$), несколько ниже – у головешки-ротана ($37,6 \text{ }^{\circ}\text{C}$), значения КТМ у плотвы и окуня были близки и составили $36,5$ и $35,8 \text{ }^{\circ}\text{C}$ соответственно. У исследованных видов рыб при повышении температуры акклимации с 20 до $28 \text{ }^{\circ}\text{C}$ значения КТМ увеличиваются: на $4,1$; $2,8$; $4,5$ и $3,8 \text{ }^{\circ}\text{C}$ у карпа, плотвы, окуня и головешки-ротана соответственно. Приведенные в таблице экспериментальные данные, за исключением впервые полученных значений по КТМ и ЛТ у плотвы и окуня, у рыб, акклимированных к температуре $28 \text{ }^{\circ}\text{C}$, более подробно обсуждались ранее [Голованов и др., 2012; Капшай, Голованов, 2013]. Эти данные позволили выстроить сравнительный ряд значений КТМ и ЛТ у четырех видов исследованных рыб при акклимации к низкой ($18 \text{ }^{\circ}\text{C}$) и высокой ($28 \text{ }^{\circ}\text{C}$) температуре и определить верхнюю температурную границу жизнедеятельности молоди данных видов, до которой происходил постоянный нагрев. Отметим, что значения ЛТ выше КТМ на $0,3$ – $1,6 \text{ }^{\circ}\text{C}$ у рыб, акклимированных к более низкой, и вы-

ше на $0,4$ – $1,0 \text{ }^{\circ}\text{C}$ у сеголетков, акклимированных к более высокой температуре. То есть диапазон температуры после потери молодью рыб локомоторной способности (переворот на бок или кверху брюшком) до прекращения движения жаберных крышек невелик. Выявленные значения КТМ хорошо согласуются с тем, что карп и головешка-ротан по характеристике ОИТ и ВЛТ относятся к наиболее теплолюбивым видам рыб, а плотва и окунь – просто к теплолюбивым [Голованов, 2013а, б]. Интересно отметить и тот факт, что акклимация 12 экз. сеголетков щуки *Esox lucius* L. к температуре $28 \text{ }^{\circ}\text{C}$ (две повторности) оказалась безуспешной, все особи погибали в течение 3–7 суток акклимации. Очевидно, это связано с тем, что термоустойчивость у щуки несколько меньше, чем у плотвы или речного окуня.

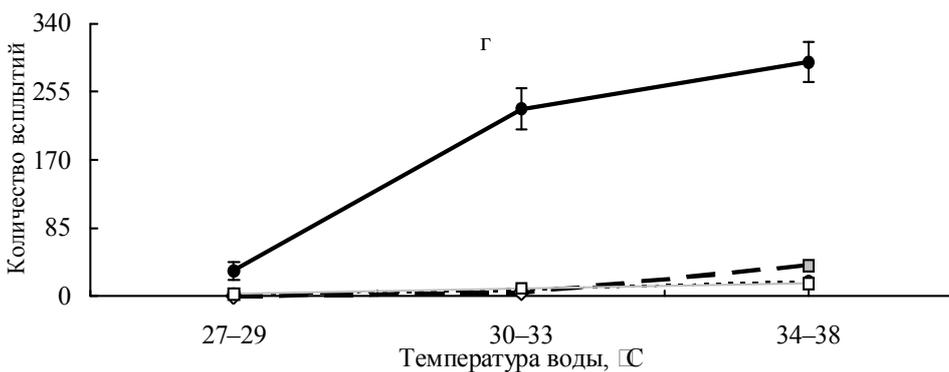
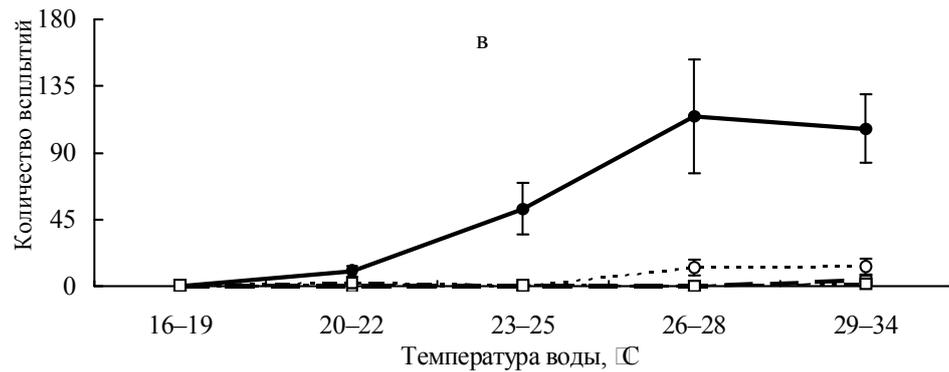
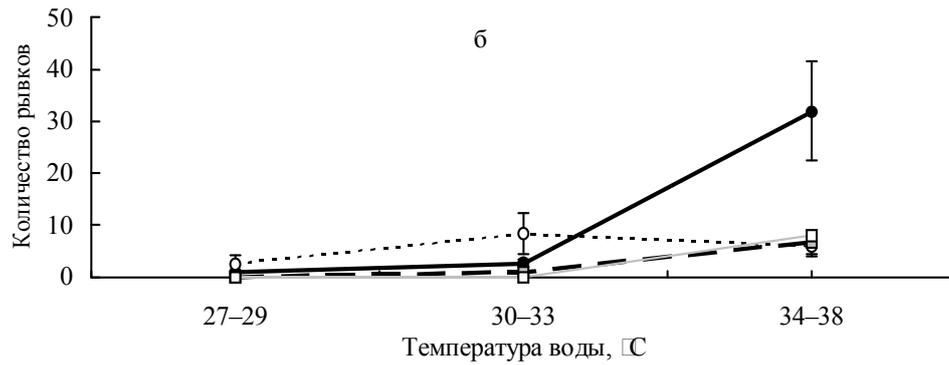
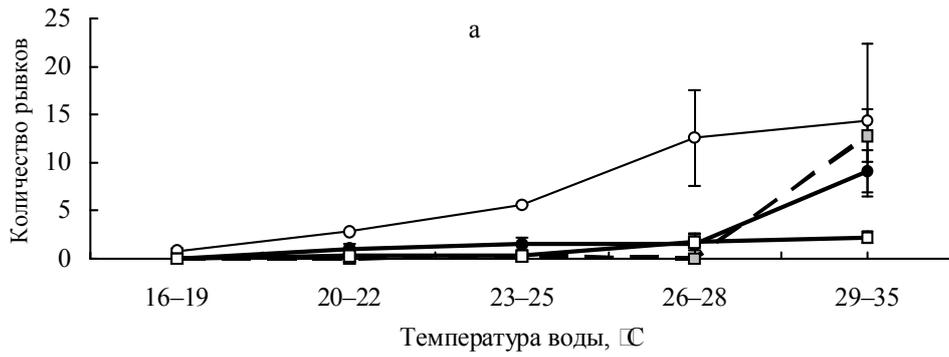
Верхние летальные температуры молоди рыб при постоянном нагреве воды

Вид	ТА, $20 \text{ }^{\circ}\text{C}$		ТА, $28 \text{ }^{\circ}\text{C}$	
	КТМ	ЛТ	КТМ	ЛТ
Карп	$35,6 \pm 0,1^*$	$36,5 \pm 0,2^*$	$39,7 \pm 0,1$	$40,5 \pm 0,1$
Головешка-ротан	$34,8 \pm 0,2$	$36,4 \pm 0,1^*$	$37,6 \pm 0,2$	$38,2 \pm 0,2$
Плотва	$32,0 \pm 0,3$	$32,6 \pm 0,3$	$36,5 \pm 0,1^*$	$37,5 \pm 0,1^*$
Окунь	$32,0 \pm 0,3$	$33,3 \pm 0,2^*$	$35,8 \pm 0,1$	$36,2 \pm 0,1$

Примечание. ТА – температура акклимации, * – различия значений ЛТ и КТМ при соответствующем уровне акклимации статистически достоверны, $p < 0,05$.

Результаты регистрации двигательных реакций у молоди различных видов рыб при нагреве воды представлены на рисунке. Поведение рыб в начальных диапазонах нагрева (16 – 20 , 20 – 22 и 27 – $29 \text{ }^{\circ}\text{C}$ при акклимации к температуре 18 и $28 \text{ }^{\circ}\text{C}$ соответственно) практически не отличалось от поведения рыб в обычных условиях. Исследовательское поведение особей было на низком уровне, элементов территориального или социального поведения не отмечено. Молодь исследуемых видов находилась у дна или сосредотачивалась в углах аквариума. Такое поведение отражает индифферентность сеголетков всех исследованных видов рыб к повышению температуры воды на 2 – $6 \text{ }^{\circ}\text{C}$ относительно начального уровня, независимо от уровня температуры предварительной акклимации. Такие колебания температуры воды в естественных условиях вполне обычны и спокойно переносятся молодью рыб [Алабастер, Ллойд, 1984].

Дальнейшее увеличение температуры воды (в интервале 23 – 25 и 30 – $33 \text{ }^{\circ}\text{C}$ соответственно при акклимации к температуре воды 18 и $28 \text{ }^{\circ}\text{C}$) приводит к переходу от пассивного состояния к стадии слабой двигательной активности. Рыбы начинают исследовать про-



Двигательные реакции карпа *Cyprinus carpio* (—●—), плотвы *Rutilus rutilus* (—○—), речного окуня *Perca fluviatilis* (—■—) и головешки-ротана *Percocottus glenii* (—□—) при нагреве воды. Количество бросков при температуре акклимации 18 °C (а) и 28 °C (б); количество всплытий к поверхности при температуре акклимации 18 °C (в) и 28 °C (г)

странство аквариума, несколько увеличивается скорость передвижения, число всплытий к поверхности (по вертикали) и бросков (по горизонтали) у некоторых видов. Особи

плотвы характеризовались проявлением активности только у дна, с некоторым увеличением числа бросков (при акклимации к температуре и 18 и 28 °C). Количество бросков

при более низкой температуре акклимации у карпа было минимальным, но существенно увеличивалось число всплытий к поверхности при обеих температурах акклимации. Двигательные реакции молоди окуня и головешки-ротана были минимальными.

В случае акклимации к низкой температуре при нагреве в интервале 26–28 °С количество рывков у трех видов – карпа, окуня и головешки-ротана остается незначительным, у плотвы оно резко возрастает. В то же время количество вертикальных перемещений (всплытий), напротив, резко возрастало у карпа, но было минимальным у остальных трех видов, включая плотву. Последующее увеличение температуры воды от близкой к оптимальному значению вплоть до летального уровня (29–35 °С) полностью изменяло характер двигательной активности рыб. Количество рывков сильно возрастало у карпа и окуня, почти достигая уровня реакции у плотвы. И только у головешки-ротана рывки практически не отмечались. Число всплытий к поверхности воды у молоди карпа оставалось высоким, остальные три вида этой реакции практически не проявляли. По мере приближения к уровню КТМ наблюдались такие реакции, как движение кругом, мышечные спазмы, передвижение назад (т. е. вперед хвостом), вставание на рыло, дефекация.

В случае акклимации к высокой температуре при нагреве в интервале 34–38 °С уже не плотва, а карп существенно увеличивал число и бросков, и всплытий к поверхности, реагируя на неблагоприятные условия. У остальных трех видов число бросков и всплытий было незначительным. И только непосредственно перед достижением уровня КТМ у них наблюдались такие реакции, как движение кругом, мышечные спазмы, передвижение назад, вставание на рыло, дефекация и др.

Таким образом, у сеголетков окуня двигательные реакции проявлялись только в интервале сублетальных и летальных значений температуры, то есть повышение температуры воды даже на 10–12 °С практически не сказывалось на поведении данного вида. Молодь головешки-ротана индифферентна к нагреву в широком диапазоне температуры вплоть до сублетальных ее значений. То есть и молодь окуня, и молодь головешки-ротана можно признать более устойчивыми к повышению температуры среды. В то же время характер двигательной активности плотвы и карпа существенно отличается от реакций окуня и головешки-ротана. Начиная с температуры 23–25 °С (при акклимации к темпера-

туре 18 °С) эти два вида демонстрируют увеличение числа двигательных реакций. У карпа это проявляется в увеличении числа всплытий, а у плотвы – бросков. При акклимации к температуре воды 28 °С повышенную двигательную активность (всплытия) проявляет только один вид – карп. При этом активность примерно в два раза превышает таковую в сравнении с акклимацией к более низкой температуре.

Заключительные этапы нагрева (перед реакцией переворота тела) у трех видов характеризовались повышением двигательной активности: у карпа – вертикальными и горизонтальными перемещениями, у плотвы и окуня – горизонтальными перемещениями. В целом по уровню интенсивности поведенческих реакций рыб при нагреве воды наиболее резко выделялись особи карпа, меньшим числом реакций характеризовалась молодь плотвы. У сеголетков окуня и головешки-ротана отмечалась достаточно инертная стратегия двигательного поведения.

Следует отметить, что при акклимации к температуре 18 °С и длительном постепенном нагреве рыбы по-разному реагируют на прохождение зоны ОИТ. Как известно, ОИТ карпа, плотвы, окуня и головешки-ротана составляют 30,0; 26,0; 25,7 и 27,5–28,5 °С соответственно [Голованов, 2013а, б]. И окунь, и головешка-ротан индифферентны к нагреву, плотва при 26–28 °С увеличивает число бросков, а карп увеличивает число всплытий, однако такая тенденция отмечается и при несколько более низкой температуре – 23–25 °С. Характерно, что если нагрев начинается непосредственно от температуры, близкой к значению эколого-физиологического оптимума, минимальная двигательная активность у пяти видов рыб – карпа, атлантического лосося *Salmo salar* L., серебряного карася *Carassius auratus* L., синжаберного солнечника *Lepomis macrochirus* Rafinesque и желтого окуня *Perca flavescens* (Mitchill) – отмечается именно в зоне ОИТ, после чего существенно возрастает по мере приближения к верхней температурной границе жизнедеятельности [Ивлев, 1960; Reynolds, Casterlin, 1978, 1979]. Как показывают наши эксперименты в условиях акклимации к температуре 28 °С, близкой к зоне ОИТ, у четырех исследованных видов все не так однозначно. Если для двух видов, плотвы и карпа, интенсивность двигательных реакций возрастает, то для окуня (в меньшей степени) и для головешки-ротана (в большей степени) это повышение температуры не имеет существенного значения.

Примерная схема поведения молоди исследованных видов при нагреве с постоянной скоростью такова. Вначале отмечается почти полное отсутствие двигательных реакций, затем некоторое их увеличение. Наконец, по достижении некоторого уровня температуры двигательная активность рыб (количество рывков и всплываний к поверхности) существенно возрастает до температуры, при которой происходит потеря локомоторной способности и летальный исход. Существуют видовые особенности реакций на конкретных этапах нагрева с постоянной скоростью.

Очевидно, что форма тела, а также расположение и форма плавников у молоди исследованных видов несколько различаются. Веретенообразное тело у карпа, продолговатое у плотвы и форма тела окуня и головешки-ротана неодинаковы. Насколько эти особенности влияют на возможные реакции и двигательную активность исследованных видов, еще предстоит выяснить. В то же время показано, что у серебряного карася форма тела и плавников, в сравнении с другими видами, не влияет на способность рыб преодолевать препятствия в горизонтальном или вертикальном направлениях [Webb et al., 1996].

Для оценки двигательных реакций молоди рыб в условиях нагрева необходимы дальнейшие эксперименты. Однако ясно, что у разных видов рыб характер двигательной активности в условиях постоянного нагрева в широком диапазоне температуры вплоть до сублетальных (КТМ) и летальных значений (ЛТ) существенно различается. Такая информация может быть использована в качестве дополнительной характеристики поведения рыб при разработке критериев тепловой нагрузки на пресноводные водоемы в районах сброса подогретых вод тепловых и атомных станций. Поскольку известно, что значение температуры выше 30 °С для многих теплолюбивых видов рыб становится потенциально опасным [Мордухай-Болтовской, 1975; Голованов, 2013а, б], а усиление двигательной активности молоди исследованных видов приходится именно на интервалы температуры выше 29–30 °С, полученные материалы представляют не только теоретический интерес, но и практическую значимость. К сожалению, особенности поведения и двигательная активность рыб в условиях нагрева в разных диапазонах температуры жизнедеятельности пресноводных рыб малоизучены, что требует постановки новых оригинальных исследований.

Заключение

Впервые для молоди четырех видов пресноводных рыб – карпа, плотвы, окуня и головешки-ротана – получены новые экспериментальные данные, характеризующие их двигательную активность в горизонтальном и вертикальном направлении в зависимости от низкой (18 °С) или высокой (28 °С) температуры акклимации. Наибольшей активностью при нагреве отличаются сеголетки карпа, существенно ниже активность у плотвы, минимальная активность при сублетальной температуре зарегистрирована у окуня. Реакции карпа и плотвы отличаются в зависимости от температуры акклимации, интервала температуры во время нагрева, а также по типу реакции (рывки у плотвы, сочетание рывков и всплываний у карпа). Молодь головешки-ротана индифферентна по отношению к постепенному повышению температуры среды вплоть до потери локомоторной способности. Таким образом, обнаружены видовые отличия в поведении (двигательной активности) молоди рыб в условиях постоянного нагрева. Полученные данные имеют не только теоретический интерес, но могут быть использованы также в качестве дополнительной информации при разработке критериев тепловой нагрузки на пресноводные водоемы.

Исследование выполнено при поддержке Программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий» и Программы Президента РФ «Ведущие научные школы» НШ-2666.2014.4 «Экологические аспекты адаптаций и популяционная организация у рыб».

Литература

- Алабастер Дж., Ллойд Р. Критерии качества воды для пресноводных рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1984. 384 с.
- Голованов В. К. Эколого-физиологические закономерности распределения и поведения пресноводных рыб в термоградиентных условиях // Вопр. ихтиологии. 2013а. Т. 53, № 3. С. 286–314.
- Голованов В. К. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб. Москва: Полиграф-Плюс, 2013б. 300 с.
- Голованов В. К., Смирнов А. К., Капшай Д. С. Сравнительный анализ окончательно избираемой и верхней летальной температуры у молоди некоторых видов пресноводных рыб // Труды КарНЦ РАН. Сер. Эксперим. биология. 2012. № 2. С. 70–75.
- Ивлев В. С. Анализ механизма распределения рыб в условиях температурного градиента // Зоол. журнал. 1960. Т. 39, вып. 4. С. 494–499.

Капшай Д. С., Голованов В. К. Оценка верхних летальных температур и поведения молоди рыб в сублетальной зоне жизнедеятельности // Современные проблемы биологии, экологии, химии: материалы Международной научно-практической конференции, г. Ярославль, 24–25 ноября 2011 г. Ярославль: ЯрГУ, 2011. С. 56–63.

Капшай Д. С., Голованов В. К. Верхняя летальная температура у молоди теплолюбивых видов рыб в зависимости от температуры акклимации // Труды КарНЦ РАН. Сер. Эксперим. биология. 2013. № 3. С. 185–189.

Мордухай-Болтовской Ф. Д. Проблема влияния тепловых и атомных электростанций на гидробиологический режим водоемов (обзор) // Экология организмов водохранилищ-охладителей. Л.: Наука, 1975. С. 7–69.

Озернюк Н. Д. Температурные адаптации. М.: Изд-во Московского ун-та, 2000. 205 с.

Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных. При-способность и среда. Кн. 1. М.: Мир, 1982. 416 с.

Becker C. D., Genoway R. G. Evaluation of the critical thermal maximum for determining thermal tolerance of freshwater fish // Environ. Biol. Fish. 1979. Vol. 4, N 3. P. 245–256.

Beitinger T. L., Bennet W. A., McCauley R. W. Temperature tolerances of North American freshwater fishes exposed to dynamic changes in temperature // Environ. Biol. Fish. 2000. Vol. 58, N 3. P. 237–275.

Jobling M. Temperature tolerance and the final preferendum – rapid methods for the assessment of optimum growth temperature // J. Fish. Biol. 1981. Vol. 19, N 4. P. 439–455.

Reynolds W. W., Casterlin M. E. Effect of temperature on locomotor activity in the goldfish (*Carassius auratus*) and the bluegill (*Lepomis macrochirus*): presence of an «activity well» in the region of the final preferendum // Hydrobiologia. 1978. Vol. 65, N 1. P. 3–5.

Reynolds W. W., Casterlin M. E. Behavioral thermoregulation and locomotor activity of *Perca flavescens* // Can. J. Zool. 1979. Vol. 57, N 11. P. 2239–2242.

Sokal R. R., Rolf F. J. Biometry. The principals and practice of statistics in biological research. New York: W. H. Freeman and Co., 1995. 887 p.

Webb P. W., Laliberte G. D., Schrank A. J. Does body and fin form affect the maneuverability of fish traversing vertical and horizontal slits? // Environ. Biol. Fish. 1996. Vol. 46, N. 1. P. 7–14.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Голованов Владимир Константинович

ведущий научный сотрудник, д. б. н.
Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН
а/я 9, Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл.,
Россия, 152742
эл. почта: vkgolovan@mail.ru
тел.: (48547) 24484

Капшай Дмитрий Сергеевич

аспирант
Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН
п. Новый Некоуз, Некоузский р-н, Ярославская обл.,
Россия, 152730
эл. почта: kapshbio@rambler.ru
тел.: (48547) 21264

Golovanov, Vladimir

I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters,
Russian Academy of Sciences
p/o box 9, 152742 Borok, Yaroslavl Region, Russia
e-mail: vkgolovan@mail.ru
tel.: (48547) 24484

Kapshaj, Dmitriy

I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters,
Russian Academy of Sciences
152730 New Nekouz, Yaroslavl Region, Russia
e-mail: kapshbio@rambler.ru
tel.: (48547) 24484